

三种耧斗菜属植物柱头的特征

予茜 郭友好 黄双全*

(武汉大学生命科学学院 武汉 430072)

Characters of stigma in three *Aquilegia* species

YU Qian GUO You-Hao HUANG Shuang-Quan*

(College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan 430072, China)

Abstract The developmental pattern of stigma in flowering plants has been little studied though it plays an important role in pollen capture. An unusual developmental pattern of stigma was observed in three *Aquilegia* species (*Aquilegia yabeana* Kitagawa, *A. ecalcarata* Maxim. and *A. incurvata* P. K. Hsiao) with scanning electron microscopy and fluorescence microscopy. The stigmas of *Aquilegia* flowers were on the ventral sides of the styles, and developed into stigmatic papillae by cells along the ventral slits. During anthesis the receptive surfaces matured in a sequence from the apical towards the basal ends of the styles, and posed for pollinators gradually through the style movement of recurving. Such a developmental pattern may enhance reproductive success by the prolongation of stigma receptivity under the unpredictable pollination environments.

Key words *Aquilegia*, stigma, sequential development, pollination, plant maternal function.

摘要 为了深入了解植物捕获花粉的机制和生殖策略,我们对3种耧斗菜属*Aquilegia* L.植物华北耧斗菜*A. yabeana* Kitagawa、无距耧斗菜*A. ecalcarata* Maxim.和秦岭耧斗菜*A. incurvata* P. K. Hsiao的雌蕊进行了扫描电镜和荧光显微镜观察,发现其柱头发育的特殊式样。其柱头位于花柱的腹缝面,由花柱腹缝两侧细胞发育成柱头乳突,在花期中从顶端朝花柱基部渐次成熟。伴随花柱向外弯曲,成熟的柱头表面相继呈现,逐渐增加了花粉落置的空间。这种柱头发育的式样通过延长柱头的可授期,增加了植物在不可预测的传粉环境下的繁殖机会。

关键词 耧斗菜属; 柱头; 渐次发育; 传粉; 植株母本功能

有花植物的雌蕊由花柱上部扩展为利于花粉落置的结构,形成柱头。多数物种的柱头位于花柱顶端,柱头表面细胞同步成熟,在开花期间呈现位置和面积固定的花粉接受表面。毛茛科Ranunculaceae耧斗菜属*Aquilegia* L.植物具有特化的花、多样的传粉者和种间杂交可育等特征,是多年来倍受植物进化生物学家关注的一个类群(Hodges et al., 2004)。我们在以分布于秦岭的耧斗菜属植物为对象,开展传粉环境对植物性配置影响的研究时(Huang et al., 2004),注意到其柱头发育式样特殊。在该属植物中,柱头位置并不局限于花柱顶端,而是在花期中由顶端至基部依次发育,从而使柱头接受面积逐渐增大。由于柱头是接受花粉的场所,对柱头发育特征的观察将有利于我们深入了解植物捕获花粉的机制和生殖策略。

2004-07-06 收稿, 2004-12-10 收修改稿。
基金项目: 国家自然科学基金项目(30400025) (Supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 30400025)).
* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: sqhuang@whu.edu.cn).

1 材料和方法

研究对象为华北耧斗菜*Aquilegia yabeana* Kitagawa、无距耧斗菜*A. ecalcarata* Maxim. 和秦岭耧斗菜*A. incurvata* P. K. Hsiao 3种耧斗菜属植物。观察和取材对象为我国秦岭地区生长的野生居群。野外观察雌蕊行为,选取不同时期的花朵用FAA固定带回实验室。在解剖镜下剥出雌蕊,用乙醇和乙酸异戊酯不同浓度溶液系列脱水,CO₂临界点干燥,粘台,喷金镀膜后,在HITACHI S-800扫描电镜下对柱头形态进行观察照相。另外剥取部分雌蕊用8 mol/L NaOH溶液软化24 h,清水冲洗两遍,再用中性磷酸缓冲液配制的0.1%苯胺兰溶液染色20 min,压片后在Nikon E600荧光显微镜下观察花粉的萌发和生长。

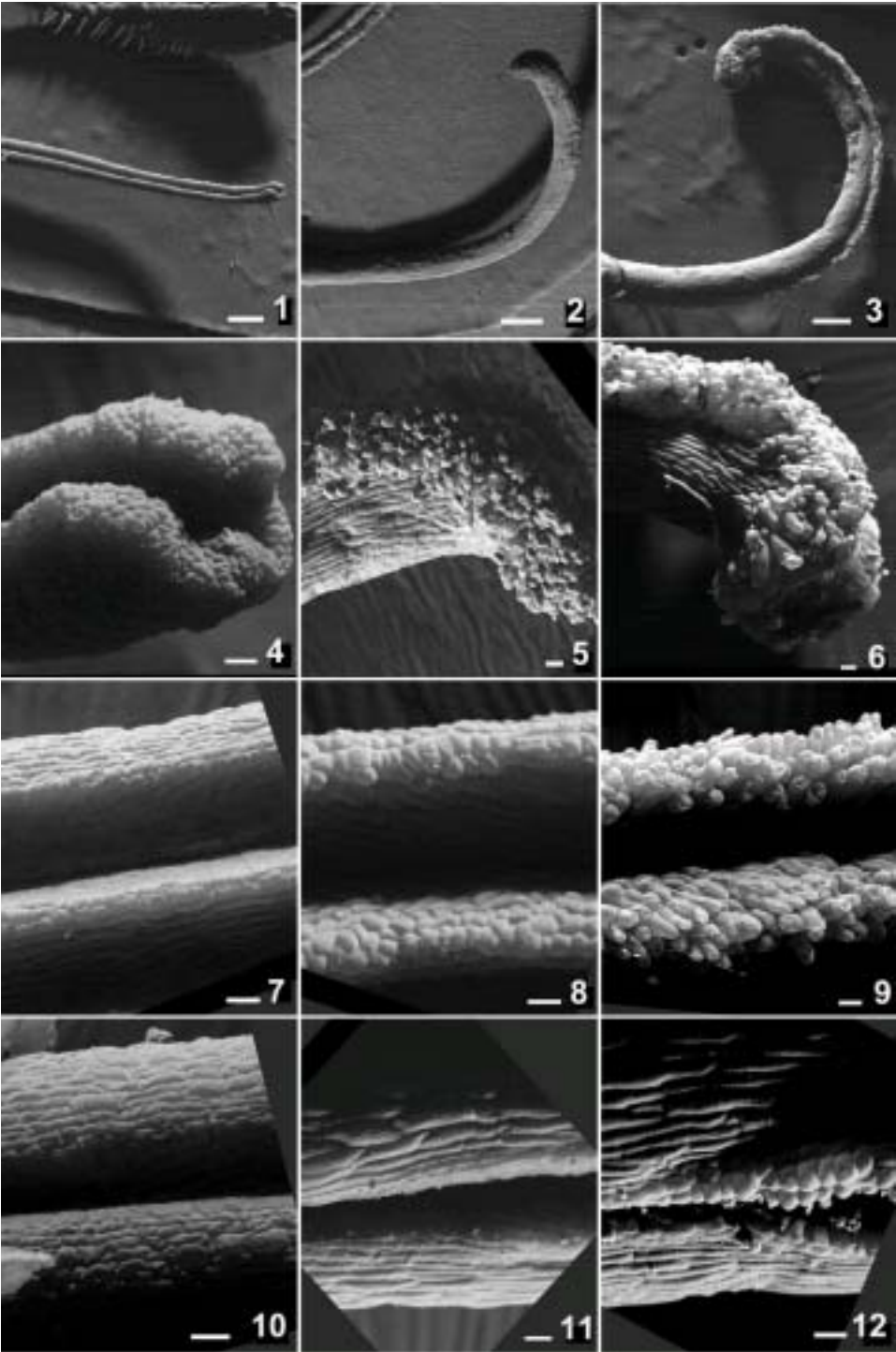
2 结果

研究的3种耧斗菜属植物均为离生多心皮类型,柱头发育表现出同样的特征:可接受花粉的柱头面积随生长时间增大。初始时花内的所有心皮腹缝聚拢重叠,随着花柱生长,花柱逐渐向后弯曲,腹缝也相继暴露出来(图1-3,图示物种为华北耧斗菜)。柱头都由花柱腹缝两侧细胞分化成乳突细胞形成花粉接受表面。乳突从花柱顶端向基部延伸,伴随花柱弯曲渐次发育成熟(图4-12)。在开花早期,仅花柱顶端表面观察到乳突细胞(图4,7,10);在开花中期,乳突细胞延伸至花柱的中部位置(图5,8,11);开花后期,乳突细胞已出现在花柱的基部(图6,9,12)。同时还观察到乳突细胞会持续生长,后期柱头上的乳突细胞明显比早期的长(图4-6)。在荧光显微镜下观察花柱,各时期柱头均有可授性,可见到花粉萌发。花粉可在不同位置的柱头乳突上萌发,花粉管沿花柱道生长至子房。

3 讨论

开花期间渐次成熟的柱头具有对花粉接受表面持续更新的功能,即使前期的接受表面被不恰当的物质占据,如落置不亲和花粉或杂质,也可以由后发育的柱头表面继续行使接受花粉的功能,因此延长了实际有效的花粉接受时间。与此柱头可授表面由顶端至基部依次呈现方式类似的是多数有花植物雄性结构中都具有多个花药,花药的排列和开裂式样通常使得花粉呈现(pollen presentation)分批量持续一段时间。这被认为是对植株父本功能的选择结果,因为延长花粉呈现的时间使得花粉更有可能被不同的传粉者带到更多的柱头,保证了更多的交配机会(Lloyd & Yates, 1982; Thomson et al., 1989)。耧斗菜属植物的这种柱头式样使得花粉更有可能由不同的传粉者带来,不仅保证了花粉的数量,同时提高了花粉来源的多样性,有利于通过母本功能提高子代适合度。从形态上看,完全成熟的耧

图 1-12 华北耧斗菜花柱运动与柱头发育 1-3. 单花期不同阶段的花柱及其弯曲程度。1. 早期花柱。2. 中期花柱。3. 后期花柱。 4-6. 早(4)、中(5)、后(6) 3 个时期花柱的顶端表面。7-9. 早(7)、中(8)、后(9) 3 个时期花柱的中部表面。10-12. 早(10)、中(11)、后(12) 3 个时期花柱的基部表面。
Figs. 1-12. Style movement and stigma development in *Aquilegia yabeana*. 1-3. The style recurvature during three developmental stages. 1. Early stage. 2. Middle stage. 3. Late stage. 4-6. The apical surface of styles at early (4), middle (5) and late (6) stages. 7-9. The middle surface of styles at early (7), middle (8) and late (9) stages. 10-12. The basal surface of styles at early (10), middle (11) and late (12) stages.
Scale bar: 1-3, 500 μm; 4-12, 25 μm.



斗菜属植物的柱头类似于鸡冠状柱头(stigmatic crest),例如同科的单穗升麻*Cimicifuga simplex* Wormsk.(陈晓麟等, 2000),但在发育的式样上有所区别。前者在时间上表现出明显的发育次序性;柱头接受面积可随花期逐渐延长;后者的柱头在固定的区域内同步发生。我们已有的研究表明,该属植物的生殖存在不同程度的花粉限制(pollen limitation),延长柱头接受花粉的时间有利于植株提高母本的繁殖功能。

为实现生殖成功,维系传粉系统的3个组成部分——雄蕊、雌蕊和传粉媒介都将受到环境因子的选择作用。对那些接受不稳定的传粉者服务的物种来说,在传粉者稀少的情况下,植物只有采取坐等(sit-and-wait)传粉者的策略(Ashman & Schoen, 1994),延长花期将有利于提高生殖力。本文观察到3种耧斗菜属植物的柱头具有渐次发育的特征,这一现象提醒我们,如果要全面认识植物的生殖策略,不仅要从进化生物学的角度,而且有必要将个体发育与生态学结合起来进行研究。进一步研究耧斗菜属植物柱头渐次发育的动态与选择压力,将深化我们对植物随时间变化的生殖策略的认识。

参 考 文 献

Ashman T-L, Schoen D J. 1994. How long should flowers live? *Nature* 371: 788-791.

Chen X-L (陈晓麟), Li M (李铭), You R-L (尤瑞麟). 2000. A study on the development of stigma and megagametophyte, and embryogeny in *Cimicifuga simplex* Wormsk. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 38: 337-342.

Hodges S A, Fulton M, Yang J Y, Whittall J B. 2004. Verne Grant and evolutionary studies of *Aquilegia*. *New Phytologist* 161: 113-120.

Huang S-Q, Tang L-L, Yu Q, Guo Y-H. 2004. Temporal floral sex allocation in protogynous *Aquilegia yabeana* contrasts with protandrous species: support for the mating environment hypothesis. *Evolution* 58: 1131-1134.

Lloyd D G, Yates J M A. 1982. Intrasexual selection and the segregation of pollen and stigmas in hermaphrodite plants, exemplified by *Wahlenbergia albomarginata* (Campanulaceae). *Evolution* 36: 903-913.

Thomson J D, McKenna M, Cruzan M. 1989. Temporal patterns of nectar and pollen production in *Aralia hispida*: Implications for reproductive success. *Ecology* 70: 1061-1068.